

Artículo Científico

Variantes ultraestructurales de la cochinilla harinosa *Pseudococcus elisae* Borchsenius (Hemiptera: Pseudococcidae) en Costa Rica

Ultrastructural variants of the mealybug *Pseudococcus elisae* Borchsenius
(Hemiptera: Pseudococcidae) from Costa Rica

Melissa Palma-Jiménez¹ y Mónica Blanco-Meneses¹

¹Departamento de Agronomía, Laboratorio de Fitopatología Molecular para la Investigación en Protección de Cultivos, Universidad de Costa Rica. San Pedro de Montes de Oca, San José, Costa Rica. Apartado Postal: 11501-2060. E-mails: melissapal@gmail.com; monica.blancomeneses@ucr.ac.cr

ZooBank: urn:lsid:zoobank.org:pub:2400BE85-60FB-4066-9F97-E64DEE75DFBF

Resumen. Muchas de las especies de cochinillas harinosas (Hemiptera: Pseudococcidae) consideradas plagas de cultivos, están concentradas en la región de países del trópico. Con el objetivo de disponer de información actualizada sobre la taxonomía de estos insectos, se presentan variantes ultraestructurales de diferentes poblaciones de *Pseudococcus elisae* Borchsenius, 1947, procedentes de 11 fincas productoras de banano de Costa Rica. Se utilizó microscopía de luz para identificar la especie y microscopía electrónica de barrido (MEB) para describir ultraestructuras. Los caracteres estudiados por MEB, mostraron diferencias respecto de los ostiolo, cerarios, ductos tubulares con anillo oral y poros multiloculares. En la presente investigación se determinó que las cochinillas identificadas como *P. elisae* en el cultivo de banano, presentan una serie de variantes ultraestructurales con gran valor taxonómico, que podrían ser consideradas a futuro como otros caracteres descriptivos dentro de la clasificación de la especie.

Palabras claves: Clasificación, diversidad, estructuras translúcidas, morfología, ultraestructuras.

Abstract. Many mealybug species (Hemiptera: Pseudococcidae) that are considered pests of important crops are concentrated in the region of tropical countries. In order to update the information on the taxonomy of these insects, ultrastructural variants from different populations of *Pseudococcus elisae* Borchsenius, 1947, from 11 Costa Rican banana producing farms are presented. Light microscopy was used to identify the species and scanning electron microscopy (SEM) to describe the ultrastructures. The characters studied by SEM, showed differences regarding to ostioles, cerarii, oral rim tubular ducts and multilocular pores. In the present investigation it was determined that mealybugs identified as *P. elisae* in the banana crop, show a series of ultrastructural variants of great taxonomic value, which could be considered in the future as other descriptive characters within the classification of the species.

Key words: Classification, diversity, translucent structures, morphology, ultrastructures.

Introducción

Las cochinillas harinosas pertenecen al orden Hemiptera y a la familia Pseudococcidae (García-Morales *et al.* 2016). Estos insectos están cubiertos por capas de cera que cubren el cuerpo de las hembras, principalmente en el estado adulto (Ramos y Serna 2004).

Recibido 11 Abril 2018 / Aceptado 18 Junio 2018 / Publicado online 29 Junio 2018

Editor Responsable: José Mondaca E.

Muchas de las especies están concentradas en la región de los países del trópico, entre ellos Costa Rica (Gimpel y Miller 1996; Williams y Granara de Willink 1992). Las cochinillas se alimentan de una gran diversidad de plantas hospedantes, por lo que muchas especies son consideradas polífagas (Hardy *et al.* 2008).

Recientemente se declaró una fuerte amenaza de estos insectos en el cultivo del banano de Costa Rica, debido a pérdidas económicas importantes producto del daño en la calidad comercial de la fruta (CORBANA 2013).

Durante los últimos años, las poblaciones de *Pseudococcus elisae* Borchsenius, 1947, se han incrementado en la región de la vertiente Atlántica de Costa Rica, que va desde Talamanca hasta Sarapiquí, presumiblemente a causa de las alteraciones generadas por el cambio climático global. Esto ha provocado pérdida en la calidad del racimo de banano, así como el rechazo del producto en los puertos de embarque y destino, ya que esta especie es considerada plaga cuarentenaria para algunos países hacia donde se exporta la fruta (Vargas y Cubillo 2010; Rodríguez 2013).

Los caracteres taxonómicos son de gran utilidad en la identificación de las especies y se basan en características morfológicas específicas (Miller *et al.* 2007; Hardy *et al.* 2008). Sin embargo, existe a menudo similitud entre especies crípticas, lo que significa que a pesar de ser diferentes, éstas son extremadamente similares en apariencia (Correa *et al.* 2012), que además por efecto del medio ambiente pueden presentar cambios morfológicos (Rodríguez 2013), dificultando la correcta identificación (Kondo *et al.* 2008). Algunos ejemplos de las especies que presentan alta similitud morfológica corresponden a: *P. elisae* y *Pseudococcus jackbeardsleyi* Gimpel y Miller, 1996; *Dysmicoccus brevipes* Cockerell, 1893 y *Dysmicoccus neobrevipes* Beardsley, 1986 (Granara de Willink 2009); *Pseudococcus longispinus* (Targioni, 1867) y *Pseudococcus nr. microdonidum* Beardsley, 1966 (Malausá *et al.* 2011).

Actualmente para identificar cochinillas harinosas se utiliza el montaje en lámina de vidrio y posteriormente el estudio mediante microscopía de luz (ML) (Williams y Granara de Willink 1992; Hardy *et al.* 2008). Los trabajos realizados por Gimpel y Miller (1996) y Williams y Granara de Willink (1992), representan grandes recopilaciones y revisión de la familia Pseudococcidae en Sudamérica principalmente; sin embargo, el estudio de este grupo de insectos en América Central, en especial Costa Rica, presenta escasa actualización.

Los estudios taxonómicos tradicionales describen estructuras presentes en la región ventral y dorsal del cuerpo de los pseudocócidos (Williams y Granara de Willink 1992; Granara de Willink 2009). La microscopía electrónica de barrido (MEB) es una técnica que ha sido utilizada, por ejemplo para describir la secreción de cera liberada por los poros (Foldi 1991, 1997; Kumar *et al.* 1997; Zhang *et al.* 2012), estudiar las setas sensoriales de la estructura bucal (Le Rü *et al.* 1995; Calatayud y Ru 2006) o para identificar patrones morfológicos según la región geográfica (Palma-Jiménez y Blanco-Meneses 2018). No obstante, existen pocos trabajos que complementen la caracterización del insecto con el uso de MEB, ya que su aplicación en el estudio de la familia Pseudococcidae es un desafío, debido a la delgadez y flexibilidad de la cutícula que presenta el insecto hembra (Sirisena *et al.* 2015). Empleando esta técnica es posible identificar variantes de las especies y analizar en detalle las ultraestructurales propias de estas. Por ello, el objetivo del presente trabajo consistió en identificar mediante MEB, variantes ultraestructurales presentes en poblaciones de *Pseudococcus elisae* obtenidas en el cultivo de banano de Costa Rica.

Materiales y Métodos

Sitios de recolección del material. Se obtuvieron ejemplares hembras de *P. elisae* procedentes de 11 sitios ubicados a lo largo de las regiones Atlántica y Central de Costa Rica (Agrotubérculos, Aproveco, Bristol, CATIE, Corsega, Kopemaz, Laboratorio de Biocontrol, Manu, Siquirreña, Zent, Zorsales). La recolección se realizó entre los años 2010-2012 y la

ubicación de los lugares de muestreo se identificó mediante coordenadas geográficas. Los insectos se conservaron en tubos Eppendorf de 1,5 ml con etanol 95%. Se recolectó un promedio de 30 individuos por región geográfica (Tabla 1).

Tabla 1. Cochinillas harinosas recolectadas de plantas de banano procedentes de las regiones Atlántica y Central de Costa Rica.

Localidad	Procedencia del insecto recolectado	Año de recolección	Coordenadas geográficas	
			Latitud	Longitud
Agrotubérculos, Cahuita, Provincia de Limón	Hierba circundante al pseudotallo	2011	9°40'00.00"N	82°47'59.99"O
Aproveco, Batán, Provincia de Limón	Pseudotallo	2012	10°05'04"N	83°20' 28"O
Bristol, Provincia de Limón	Pseudotallo	2012	10°01'44"N	83°18'14"O
CATIE, Turrialba	Raíz	2010	9°53'23.06"N	83°39'11.59"O
Corsega, San Carlos de Pacuarito, Provincia de Limón	Pseudotallo	2012	10°10'25"N	83°46' 76"O
Kopemaz, Matina, Provincia de Limón	Pseudotallo	2012	10°02'54"N	83°27' 78"O
LabBiocontrol, Turrialba	Pseudotallo	2010	9°53'23.06"N	83°39'11.59"O
Manu, Guápiles, Provincia de Limón	Hierba circundante al pseudotallo	2011	9°51'23.85"N	82°58'36.45"O
Siquirreña, Siquirres, Provincia de Limón	Pseudotallo	2012	10°05'01"N	83°30'28"O
Zent, Matina, Provincia de Limón	Pseudotallo	2012	10°02'54"N	83°27'78"O
Zorsales, Carrandi, Provincia de Limón	Pseudotallo	2012	10°03'49"N	83°16' 43"O

Análisis de ultraestructuras. El estudio de las ultraestructuras de las cochinillas se realizó en el Centro de Investigación en Estructuras Microscópicas (CIEMic) de la Universidad de Costa Rica, San Pedro de Montes de Oca. Éstas se identificaron previamente mediante el uso de ML, y luego por MEB para observar mayor detalle de las estructuras.

Técnica en lámina y observación bajo el microscopio de luz. Se montaron diez insectos por localidad, utilizando la metodología descrita por Williams y Granara de Willink (1992). Se trabajó con un microscopio invertido modelo IX51, Olympus Optical Co., Japón.

Procesamiento para MEB. Se procesaron entre cinco y diez insectos por localidad. Para ello, se utilizó el protocolo de limpieza optimizado por Palma-Jiménez y Blanco-Meneses (2015). Los patrones ultraestructurales estudiados corresponden a las siguientes estructuras: ductos tubulares con anillo oral, poros multiloculares, ostiolos y el círculo.

Resultados y Discusión

En el presente estudio se observaron ultraestructuras que mostraron variación en las poblaciones de las cochinillas previamente identificadas por ML y clasificadas como *P. elisae*. Dentro de las estructuras analizadas se observaron las siguientes:

Ducto tubular con anillo oral. Por medio de ML se observó un ducto tubular con anillo oral que presentó una única morfología en todos los especímenes estudiados (Fig. 1. A). Por medio de MEB se identificaron tres patrones ultraestructurales: presencia de ductos tubulares con anillos orales que presentaron un leve hundimiento entre el anillo interno y el borde del ducto oral, el cual se caracterizó por ser grueso con un anillo oral esclerotizado (Fig. 1. B). Otra morfología identificada, correspondió a la presencia de un ducto tubular con un anillo oral delgado (Fig. 1. C). Un tercer tipo de ducto grueso presentó un anillo oral extendido (Fig. 1. D). Cox (1987) menciona que estos ductos son similares en el cuello pero tienen un borde elevado de un integumento alrededor de la abertura como variante. También explica que estos ductos pueden ser totalmente simples en su forma, pueden estar presentes o ausentes en cualquier lugar de la superficie dorsal y ventral, y que comúnmente se encuentran de forma individual. De acuerdo con Foldi

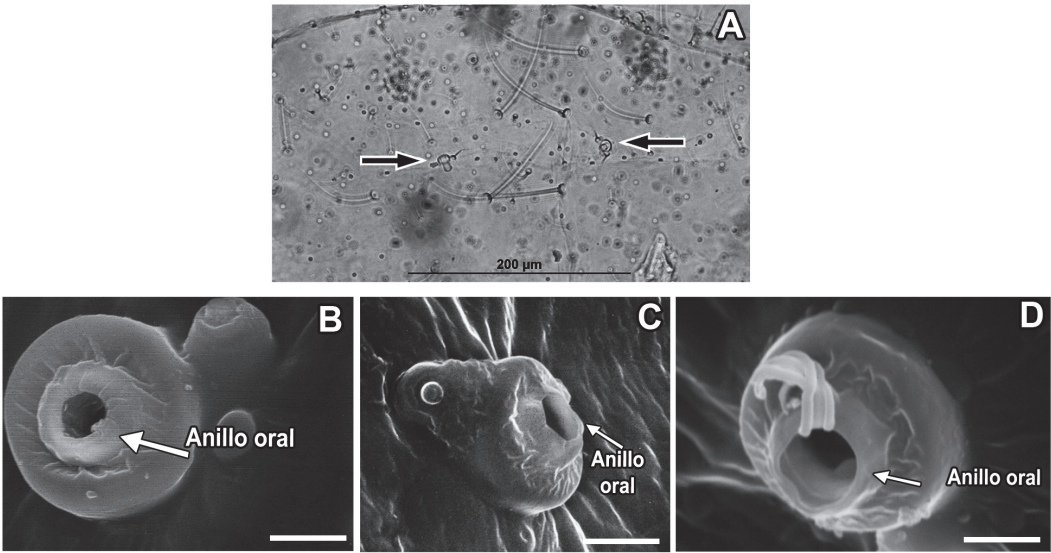


Figura 1. Variantes morfológicas de los ductos tubulares con anillos orales por microscopias de luz (ML) y electrónica de barrido (MEB) para *Pseudococcus elisae*. A. Ductos tubulares con anillos orales de la región cefálica contiguos al cerario frontal, visto con ML. Variantes ultraestructurales: B. Ducto grueso con anillo oral esclerotizado, visto por MEB. C. Ducto grueso con anillo oral delgado, visto por MEB. D. Ducto grueso con anillo oral extendido, visto por MEB. Escala de las barras: 0,78 µm (B); 0,92 µm (C); 0,78 µm (D).

(1997) en su investigación realizada por MEB, el término ducto se usa para describir un tubo cutáneo invaginado; esta invaginación con forma de copa, también varía en morfología, profundidad, ancho y grosor entre las especies. De acuerdo al autor, estos pueden ser de diferentes formas y tamaños, pero siempre constan de dos partes distintas, un ducto externo e interno. La región interna es generalmente más estrecha (anillo), se origina a partir del ducto externo y termina con un botón más o menos desarrollado. La forma, tamaño, longitud y el ancho de los ductos interno y externo, así como su distribución, son todos de importancia taxonómica.

Debido al pequeño tamaño del insecto (largo 2,8 mm y ancho 1 mm) (Al-Helal *et al.* 2012), no es posible observar con claridad la apertura de los poros bajo el microscopio óptico y su presencia solo se evidencia por la cera que secretan. La gran diversidad y abundancia de poros y conductos a través de los cuales la cera es secretada, las convierten en estructuras taxonómicamente importantes (Foldi 1997).

Poros multiloculares. Los poros secretores de cera de mayor tamaño corresponden a los de tipo multilocular (Chandler y Watson 1999; Miller *et al.* 2007). Estos se identificaron en abundancia en los segmentos ventrales VII y VIII, principalmente alrededor de la vulva en todas las cochinillas estudiadas y son consistentes con lo reportado por Granara de Willink y Dughetti (2012) y Kaydan y Gullan (2012). En este estudio se observó la presencia de poros multiloculares conformados por 10 lóculos internos cuyo tamaño y forma puede afectar como se expulsa la cera sobre la superficie corporal del insecto. De acuerdo a Kumar *et al.* (1997), cada poro contiene un círculo de más de cinco aberturas (loculi); en *Maconellicoccus hirsutus* Green, 1908, el anillo externo contiene de 8 a 10 loculi. Zhang *et al.* (2012) mencionan que cada poro multilocular varía entre 8 y 12 lóculos y se encuentran dispuestos en círculos. Por ML no se observó una clara morfología de estos poros, por MEB se observó que los poros multiloculares presentaron 10 lóculos bien definidos, y en algunos individuos la cera secretada aparentó ser muy densa y compacta, tratándose de cochinillas de estadio avanzado (Fig. 2. A). Tal como lo describe Cox y Pearce (1983), estos poros son un indicativo de la madurez sexual, ya que participan en la formación del ovisaco, cuya cera se caracteriza por ser curvada o rizada, como se presentó en este estudio. Además, se observó un tipo de poro multilocular formado por un solo canal, donde la estructura interna presentó un canal continuo, sin lóculos (Fig. 2. B). Otro tipo de poro presentó un canal continuo con reborde en la periferia interna (Fig. 2. C). Esta forma ultraestructural de canal continuo presenta similitud con el poro descrito por medio de MEB por Foldi (1997) para la especie *Saissetia oleae* Olivier, 1791 (Hemiptera: Coccidae).

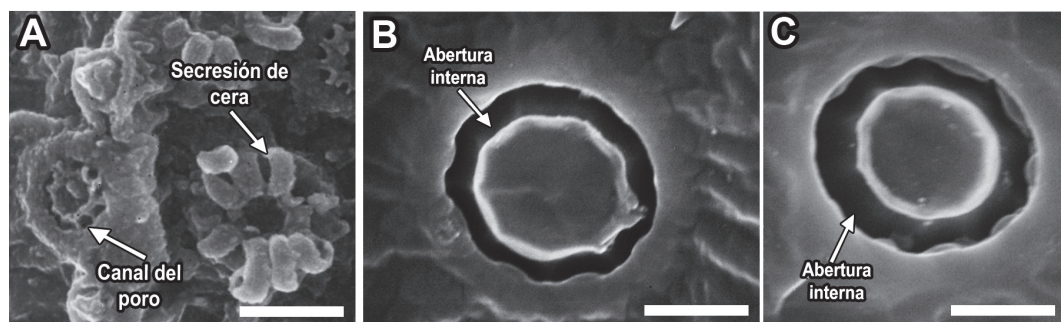


Figura 2. Variantes ultraestructurales de los poros multiloculares por microscopía electrónica de barrido (MEB) para *Pseudococcus elisae*. A. Presencia de 10 lóculos. B. Abertura interna con canal continuo. C. Abertura interna con canal continuo y reborde en la periferia interna. Escala de las barras: 13,4 μ m (A); 0,51 μ m (B); 0,49 μ m (C).

La morfología y las dimensiones de los filamentos de cera dependen de las características del lóculo del poro así como de la glándula secretora. Si el lóculo es cilíndrico, el filamento es largo y recto; si es curvo emergen filamentos rizados, bucles; si su sección es en forma de riñón, secreta los filamentos en forma de una canaleta. La presencia de un surco en la periferia del poro o en la base de los canales asegura la formación de filamentos huecos y varían según la familia de cochinillas harinosas (Foldi y Cassier 1985).

Ostíolos. Castillo y Bellotti (1990) comentan que estas estructuras se presentan como abultamientos de la epidermis separados por una abertura en la región media, conocida como los “labios” del ostíolo. Por medio de MEB, se observó un par de ostíolos a ambos extremos del tagma cefálico y otro par en dirección al segmento abdominal VII, mostrando el patrón típico de las cochinillas harinosas, con la presencia de poros triloculares y “labios” en la región media (Fig. 3. A), tal como lo presenta Sirisena *et al.* (20015). Se observó además la presencia de un tipo de extensión membranosa que sobresale de la región interna de los labios como característica diferencial en el par de ostíolos inferiores (Figs. 3. B, 3. C). En la literatura no se menciona ninguna estructura presente en los labios de los ostíolos, como la presencia de alguna membrana o extensión dermal, solamente se describe su función en la exudación de sustancias como mecanismo de defensa (Cox 1987).

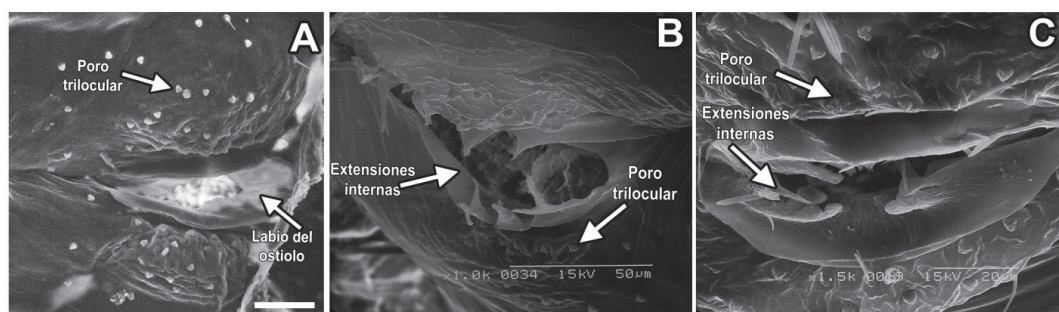


Figura 3. Variantes ultraestructurales del ostíolo por microscopia electrónica de barrido (MEB) para *Pseudococcus elisae*. A. Patrón típico identificado con la presencia de poros triloculares y “labios” en la región media. B y C. Ostíolos con extensión membranosa interna. Escala de las barras: 10 μ m (A); 50 μ m (B); 20 μ m (C).

Círculo. Se ha reportado que estas estructuras constituyen un área de cutícula delgada sobre el tejido glandular y que cumplen con la función de adherencia (Ramos y Serna 2004). Por medio de ML (Fig. 4. A) y por MEB (Fig. 4. B) se observó la presencia de un círculo de forma de óvalo y bien desarrollado que presentó una línea entre los segmentos III y IV para todas las cochinillas estudiadas. Con MEB, además se identificó la presencia de un aparente segundo círculo con forma subcuadrada, ubicado entre los segmentos IV y V, en cochinillas de la región de Turrialba (Fig. 4. C). En el estudio realizado por Sirisena *et al.* (2015), muestran que por medio del MEB, el círculo es una estructura flexible, tipo botón; los pliegues cuticulares sugieren que puede proyectarse desde el vientre por la presión hidráulica interna debido a la contracción muscular. Asimismo, explican que el círculo puede presentar una variedad de formas y tamaños para diferentes especies, y pueden estar presentes o ausentes; en *Phenacoccus solenopsis* Tinsley, es oval con una pequeña hendidura en cada lado, con un pliegue a través de la línea intersegmental, mientras que en *M. hirsutus* es cuadrada aparentemente, debido a que carece de un pliegue intersegmentario. Dicho pliegue corresponde a la línea que separa cada uno de los segmentos en el abdomen del insecto y fue claramente visible al observar el círculo en la posición III y IV (Fig. 4. B), diferente al círculo aparente observado en este estudio en la posición IV y V (Fig. 4. C), tal como lo describen Sirisena *et al.* (2015), para *M. hirsutus*.

Las relaciones entre las poblaciones de cochinillas harinosas sugieren que estos son taxones complejos y las diferencias fenotípicas en las poblaciones pueden estar relacionadas por la influencia de los factores ambientales y distancias geográficas (Palma-Jiménez y Blanco-Meneses 2018). Varios autores mencionan como el efecto de la metilación del ADN (epigenética), alteraciones en la cromatina y heterocromatización de los cromosomas en estos insectos, provocan modificaciones en su fenotipo, factores que podrían ser considerados para estudios posteriores del insecto (Khosla *et al.* 2006; Ross *et al.* 2010; Feil y Fraga 2012; Kol-Maimon *et al.* 2014).

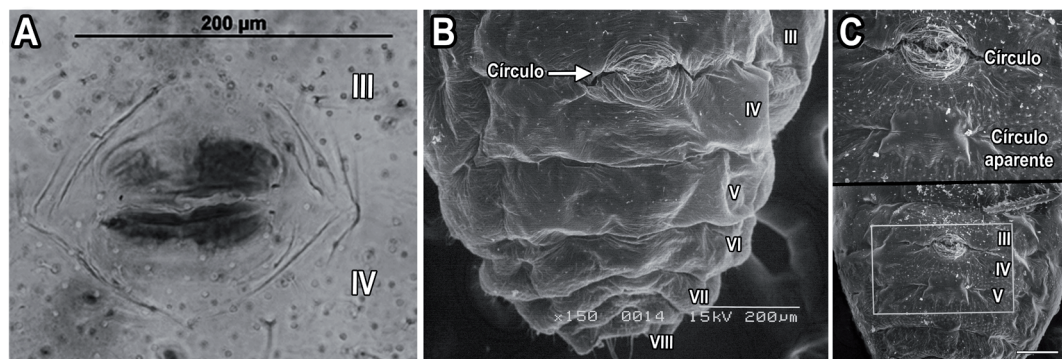


Figura 4. Variantes morfológicas del círculo por microscopías de luz (ML) y electrónica de barrido (MEB) para *Pseudococcus elisae*. A. Morfología observada con ML: Círculo entre los segmentos III y IV. B. Presencia de un círculo entre los segmentos III y IV, visto con MEB. C. Presencia de dos círculos, el primero entre los segmentos III y IV y el segundo entre los segmentos IV y V, vistos con MEB en cochinillas de Turrialba. Escala de las barras: 200 µm (B); 36,4 µm (C).

Conclusión

El microscopio electrónico de barrido es una herramienta de gran utilidad para observar estructuras a escala de micrómetros y de forma tridimensionales en los pseudocócidos. La información obtenida a través del MEB, permite observar regiones del insecto difíciles de notar para ser considerados como aspectos relevantes en su taxonomía.

En este estudio fue posible identificar la presencia de variantes morfológicas de la especie *P. elisae* respecto a ductos tubulares con anillo oral de tipo esclerotizado y no esclerotizado y el tercero de tipo extendido. Poros multiloculares con diez lóculos, con presencia de una abertura interna con canal continuo y con abertura interna con un reborde en la periferia. Ostíolos con una extensión membranosa interna. Presencia del círculo típico en entre los segmentos III y IV y un aparente segundo círculo en algunos especímenes entre los segmentos IV y V. Las características ultraestructurales observadas a partir de la identificación previa de la especie *P. elisae* complementa los trabajos realizados con la técnica convencional de ML. Por otro lado, aspectos como la epigenética del insecto, se presenta como una nueva área de estudio que podría responder algunas de las preguntas respecto a la expresión de variantes en el fenotipo de la cochinilla harinosa.

Agradecimientos

Al M.Sc. César Guillén, entomólogo de CORBANA por las accesiones de cochinilla harinosa brindadas para el estudio. A la Vicerrectoría de Investigación de la UCR por el financiamiento para el desarrollo del proyecto código B2232. Al CIEMic por las instalaciones y uso del equipo, en especial al Dr. Alcides Sánchez por su orientación durante la ejecución del proyecto en la parte de MEB.

Literatura Citada

- Al-Helal, M.A., Ahmed, K.N., Khanom, N-E-P. y Bulbul, S. (2012) Observations on papaya mealybug, *Paracoccus marginatus* Williams & Willink (Hemiptera: Pseudococcidae) damaging some crops in Bangladesh. *The Journal of Plant Protection Sciences*, 4: 8-15.
- Calatayud, P.A. y Ru, B.L. (2006) *Cassava-Mealybug Interactions*. IRD Editions. Paris, Francia.
- Castillo, J. y Bellotti, A.C. (1990) Caracteres diagnósticos de cuatro especies de piojos harinosos (Pseudococcidae) en cultivos de yuca (*Manihot esculenta*) y observaciones sobre algunos de sus enemigos naturales. *Revista Colombiana de Entomología*, 16: 33-43.
- Chandler, L.R. y Watson, G.W. (1999) Identificación de cochinillas o piojos harinosos de importancia en la región del Caribe. Commonwealth Science Council: CAB International. Wallingford, United Kingdom.
- CORBANA [Corporación Bananera Nacional] (2013) Destino de las exportaciones. Corporación Bananera Nacional. Guápiles, Limón, Costa Rica. Consultado 05 Septiembre 2013. Disponible en: https://www.corbana.co.cr/categories/categoria_1348246255.
- Correa, M.C.G., Germain, J-F., Malausa, T. y Zaviezo, T. (2012) Molecular and morphological characterization of mealybugs (Hemiptera: Pseudococcidae) from Chilean vineyards. *Bulletin of Entomological Research*, 102: 524-530.
- Cox, J.M. (1987) Pseudococcidae (Insecta: Hemiptera). Fauna of New Zealand 11. Whenua Press. Manaaki, New Zealand. 232 pp.
- Cox, J.M. y Pearce, M.J. (1983) Wax produced by dermal pores in three species of mealybug (Homoptera, Pseudococcidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 12: 235-248.
- Feil, R. y Fraga, M.F. (2012) Epigenetics and the environment: emerging patterns and implications. *Nature reviews*, 13: 97-110.
- Foldi, I. (1991) The wax glands in scale insects: comparative ultrastructure, secretion, function and evolution (Homoptera: Coccoidea). *Annales de la Societe Entomologique de France* (N.S.), 27(2): 163-188.
- Foldi, I. (1997) Ultrastructure of integumentary glands. Soft Scale Insects: Their Biology, Natural Enemies and Control. Vol. 7A. Elsevier Amsterdam & New York. 452 pp.
- Foldi, I. y Cassier, P. (1985) Ultrastructure comparée des glandes tégumentaires de treize familles de cochenilles (Homoptera: Coccoidea). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 14: 33-50.
- García-Morales, M., Denno, B.D., Miller, D.R., Miller, G.L., Ben-Dov, Y. y Hardy, N.B. (2016) ScaleNet: A literature-based model of scale insect biology and systematics. Database. doi: 10.1093/database/bav118. Consultado 13 Junio 2016. Disponible en: <http://scalenet.info>.
- Gimpel, W.F. Jr. y Miller, D.R. (1996) Systematic analysis of the mealybug in the *Pseudococcus maritimus* complex (Homoptera: Pseudococcidae). *Contributions on Entomology International*, 2(1): 163.
- Granara de Willink, M.C. (2009) *Dysmicoccus* from the Neotropical Region (Hemiptera: Pseudococcidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 68: 11-95.
- Granara de Willink, M.C. y Dughetti, A.C. (2012) Una especie nueva de *Pseudococcus* (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) sobre forrajeras y soja en Argentina y países vecinos. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 71: 29-36.
- Hardy, N.B., Gullan, P.J. y Hodgson, C.J. (2008) A subfamily-level classification of mealybugs (Hemiptera: Pseudococcidae) based on integrated molecular and morphological data. *Systematic Entomology*, 33: 51-71.
- Kaydan, M.B. y Gullan, P.J. (2012) A taxonomic revision of the mealybug genus *Ferrisia* Fullaway (Hemiptera: Pseudococcidae), with descriptions of eight new species and a new genus. *Zootaxa*, 3543: 1-65.

- Khosla, S., Mendiratta, G. y Brahmachari, V. (2006)** Genomic imprinting in the mealybugs. *Cytogenet Genome Research*, 113: 41-52.
- Kol-Maimon, H., Mendel, Z., Franco, J.C. y Ghanim, M. (2014)** Paternal inheritance in mealybugs (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae). *Naturwissenschaften*, 101: 791-802.
- Kondo, T., Ramos-Portilla, A.A. y Vergara-Navarro, E.V. (2008)** Updated list of mealybugs and putoids from Colombia (Hemiptera: Pseudococcidae and Putoidae). *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 9: 29-53.
- Kumar, V., Tewari, S.K. y Datta, R.K. (1997)** Dermal pores and wax secretion in mealybug *Maconellicoccus hirsutus* (Hemiptera: Pseudococcidae). A pest of mulberry, *Italian Journal of Zoology*, 64: 307-311.
- Le Rü, B., Renard, S., Allo, M.R., Le Lannic, J. y Rolland, J.P. (1995)** Ultrastructure of sensory receptors on the labium of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Matile Ferrero. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 77: 31-36.
- Malaus, T., Fenis, A., Warot, S., Germain, J.F., Ris, N., Prado, E., Botton, M., Vanlerberghe-Masutti, F., Sforza, R., Cruaud, C., Couloux, A. y Kreiter, P. (2011)** DNA markers to disentangle complexes of cryptic taxa in mealybugs (Hemiptera: Pseudococcidae). *Journal of Applied Entomology*, 135: 142-155.
- Miller, D.R., Rung, A., Venable, G.L. y Gill, R.J. (2007)** ScaleNet. Scale Insects: Identification tools, images, and diagnostic information for species of quarantine significance. Systematic Entomology. Consultado 03 noviembre 2011. Disponible en: <http://www.sel.barc.usda.gov/scalekeys/ScaleInsectsHome/ScaleInsectsHome.html>
- Palma-Jiménez, M. y Blanco-Meneses, M. (2015)** Acondicionamiento de la cochinilla harinosa (Hemiptera: Pseudococcidae) por microscopía electrónica de barrido. *Agronomía Mesoamericana*, 26: 355-364.
- Palma-Jiménez, M. y Blanco-Meneses, M. (2018)** (In press) Ultrastructural and molecular variants of *Pseudococcus elisae* (Hemiptera: Pseudococcidae) from Neotropical regions. ID: 39052.
- Ramos, P.A. y Serna, C.F. (2004)** Coccoidea de Colombia, con énfasis en las cochinillas harinosas (Hemiptera: Pseudococcidae). *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 57: 2383-2412.
- Rodríguez, V.A. (2013)** Costa Rica declara emergencia fitosanitaria por plagas que afectan al banano. El Financiero, San José, Costa Rica. Consultado 30 diciembre 2013. Disponible en http://www.elfinancierocr.com/economia-y-politica/Costa-Rica-emergencia-fitosanitaria-afectan_0_425357478.html.
- Ross, L., Dealey, E.J., Beukeboom, L.W. y Shuker, D.M. (2010)** Temperature, age of mating and starvation determine the role of maternal effects on sex allocation in the mealybug *Planococcus citri*. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 65: 909-919.
- Sirisena, U.G.A.I., Watson, G.W., Hemachandra, K.S., Sage, O. y Wijayagunasekara, H.N.P. (2015)** Scanning electron microscopy of six selected mealybugs (Hemiptera: Pseudococcidae) species of Sri Lanka. *Tropical Agricultural Research*, 26(2): 237-247.
- Williams, D.J. y Granara de Willink, M.C. (1992)** Mealybugs of Central and South America. CAB International. Wallingford, United Kingdom.
- Zhang, Y., Xie, Y., Xue, J., Fu, X. y Liu, W. (2012)** The structure of integument and wax glands of *Phenacoccus fraxinus* (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae). *Zoological Research*, 33:13-17.

